

CESARE F. SACCHI (*)

RECHERCHES SUR L'ÉCOLOGIE COMPAREE DE
LITTORINA OBTUSATA (L.) ET DE *L. MARIAE* SACCHI ET RAST.
DANS LA RIA DE AROSA, ESPAGNE NORD-OCCIDENTALE

I. - CARACTERES DES PEUPELEMENTS, POLYCHROMATISME,
RAPPORT DES SEXES

(*Gastropoda Prosobranchia*)

Riassunto. — *Ricerche sull'ecologia comparata dei Prosobranchi intermareali Littorina obtusata e L. mariaae della Rìa de Arosa (Spagna nordoccidentale). I - Carattere dei popolamenti, policromatismo, rapporto sessi.*

Caratteristiche generali dei popolamenti, distribuzione del policromatismo in relazione all'ambiente, e rapporto sessi, sono stati studiati nella coppia di specie intermareali *Littorina obtusata* e *L. mariaae* nella rìa di Arosa (province di Pontevedra e della Coruña, Galizia spagnuola). I risultati così ottenuti sono stati paragonati ad una serie di dati precedentemente ricavati per la rìa di Vigo. Tale paragone conferma alcuni tratti fondamentali dei rapporti fra variazioni delle specie e condizioni ambientali. Tuttavia esso mostra anche un complesso di differenze, che si possono attribuire al carattere più chiuso, men vivificato dell'Atlantico, e localmente influenzato da numerosi estuari, della rìa di Arosa, che è la più vasta fra le rias meridionali (= *rias bajas*) della Galizia.

I tratti ambientali di Arosa si contrappongono a quelli delle altre rias, d'estensione più ridotta, ma più regolari nella loro topografia e nelle caratteristiche idrografiche, e che, pertanto, ricevono più direttamente e pienamente l'influenza dell'oceano.

L'Autore mette così in evidenza il valore che presenta una ricerca autoecologica, interessante specie di elevato polimorfismo, largamente distribuite, e sensibili all'ambiente circostante, per completare e sottolineare le prospettive emerse da sintesi sinecologiche. Al punto c-5, dati sull'etologia sessuale di *L. mariaae*.

Abstract. — *Investigations into comparative ecology of the intertidal Prosobranch Gastropods Littorina obtusata and L. mariaae from the Rìa de Arosa (NW Spain). I. - Population structures, polychromatism and sex ratio.*

The polymorphic sibling species *L. obtusata* and *L. mariaae* were investigated from 51 stations in the Rìa de Arosa (provinces of La Coruña and Pontevedra) (see

(*) Istituto d'Ecologia animale ed Etologia dell'Università, Piazza Botta, 27100 Pavia.

Recherche en partie réalisée avec une contribution du MPI italien (40% national).

Tab. I and fig. 1). The results (figs 2 and 3; Tables II to VII) are compared with a lot of data previously obtained from the Ría de Vigo (SACCHI, 1964). While substantially confirming some ecological conclusions drawn from Vigo, the present research stresses for Arosa a series of peculiar features giving the latter bay a more enclosed, almost lagoonlike environment, as compared with other « rías bajas » (= southern rías) smaller, yet better open to vivification from the Atlantic waters. An analytical investigation based upon auto-ecology of highly polymorphic, largely distributed and sensible species can so confirm the results and perspectives of the synecological syntheses. Section *c-5* includes data on the mating behaviour of *L. mariae*.

Resumen. — *Investigación sobre la ecología comparada de los Gasterópodos Prosobranchios intermareales Littorina obtusata y Littorina mariae en Ría de Arosa (Galicia). I. - Estructura de poblaciones, distribución del polieromatismo y relación de sexos.*

La pareja de especies polimórficas intermareales *L. obtusata* y *L. mariae* ha sido estudiada en 51 estaciones de la ría de Arosa (provincias de la Coruña y de Pontevedra (fig. 1, cuadro I). Los resultados obtenidos (figs 2 y 3; cuadros II a VII) han sido comparados con una serie de datos de la ría de Vigo (SACCHI, 1964). Esta comparación confirma unas relaciones ecológicas fundamentales para las dos *Littorina*. Sin embargo, las poblaciones de la ría de Arosa indican por su estructura la presencia, en la zona intermareal, de medios relativamente menos influidos por la vivificación atlántica, con frecuentes rasgos casi de estuario o laguna; como consecuencia de la forma misma de la ría y de los importantes aportes continentales que en ella desembocan, Arosa no posee la regularidad topo- e hidrográfica de las demás rías bajas, menos extensas pero más abiertas hacia el océano. El análisis autoecológico basado sobre especies altamente polimórficas, con amplia distribución, y sensibles al ambiente puede así confirmar resultados y perspectivas de las síntesis sinecológicas.

Observaciones sobre etología sexual de *L. mariae* se hallan en el párrafo *c-5*.

I. - Introduction.

En 1963 j'ai étudié les rapports reliant le polychromatisme, et d'autres caractères, de *L. obtusata* au milieu de la ría plus méridionale de la Galice, celle de Vigo, en province da Pontevedra (SACCHI, 1964). A cette époque, on n'avait pas encore reconnu l'existence, au sein de cette espèce collective linnéenne de Prosobranches habitant les milieux de marée, d'un couple d'espèces: *L. obtusata* s.s. et *L. mariae* Sacchi et Rastelli (1966) chacune desquelles possède, non seulement sa morphologie et ses exigences éco-physiologiques particulières, mais également sa propre structure polychromatique.

Vingt ans après, il m'a paru intéressant de reprendre ces recherches dans une ría plus septentrionale, appartenant au même groupe des « rías bajas »: la ría de Arosa, qui est la plus importante sous l'aspect tant hydrographique qu'économique. A cause de l'incertitude microsystematique présente pour Vigo, les deux recherches ne sont pas susceptibles d'une comparaison complète; un certain nombre de résultats peuvent

néanmoins être comparés, et intégrés dans les remarquables différences écologiques existantes entre les deux rias (1).

Une contribution successive, traitant des variations de taille et de forme, et de l'épibiose animale sur les coquilles vivantes des deux Littorines — phénomène, celui-ci, plus répandu à Arosa qu'à Vigo — nous conduira à des conclusions plus générales.

II. - Méthodes et techniques.

Pour une analyse détaillée de la méthodologie suivie, je renvoie à mon travail sur Vigo (SACCHI, 1964). Quelques modifications ont pourtant été adoptées. La récolte du matériel, dans les stations à faune plus abondante, a consciemment négligé un certain nombre de jeunes individus, au profit des adultes des deux espèces, relativement plus faciles à reconnaître sur la grève. Les jeunes sont encore analysés à part, car leur attribution systématique est trop souvent incertaine.

Le rapport des sexes a été cette fois étudié chez tous les adultes disponibles pour chaque station; le nombre des données ainsi obtenu est assez important pour atteindre des conclusions plus sûres.

Comme à Vigo, trente-six stations de récolte ont été utilisées: elles sont indiquées par des triangles noirs dans la fig. 1, et la liste en est donnée en tableau I. Dix d'entre elles sont sur la côte nord-occidentale, d'Aguiño à Boiro; cinq sont insulaires, quatre sur l'île de Arosa, ou Illa de Arousa, et une sur l'îlot Gorma, en face du Centro de Investigaciones marinas de Villajuán. Cette dernière (stat 35-a) est doublée d'une autre, marquée 35-b, établie sur des rochers voisins, surtout destinée à l'étude de l'épibiose, qui s'y présente sous des formes riches et variées. Toutes les autres stations sont sur la côte sud-orientale de la ría, plus articulée et complexe dans sa topographie. Nous considérons comme faisant partie de cette côte l'île de la Toja (a Toxa) que les basses-mers de vive eau rattachent au Grove; une trente-huitième station (station 0) a été établie en dehors de la ría, mais sur une grève que seul un lido sablonneux, dit Playa (ou Praia) de la Lanzada, reliant la masse granitique du Grove

(1) Une dizaine de stations de la ría de Vigo ont été successivement contrôlées sur plusieurs années, après l'établissement d'une identité spécifique pour *L. mariae*. Leur structure polychromatique s'est révélée assez stable. La seule exception est constituée par la stat. C-5, à l'angle sud-ouest de la « lagune » des îles Cies, qui offrait en 1963 une nette majorité de *reticulata*, malgré son environnement très calme et abrité. Cette irrégularité paraît en voie de réabsorption, puisque, après des contrôles en 1967, 1972, 1976 et 1980, la fréquence relative d'*olivacea* et de *reticulata* ne représentait plus, chez *L. obtusata* adulte, que 59,0% en 1980 contre 85,4 en 1963. La fréquence d'*olivacea* est parallèlement augmentée de 7,0% en 1963 jusqu'à 26,8 en 1980.

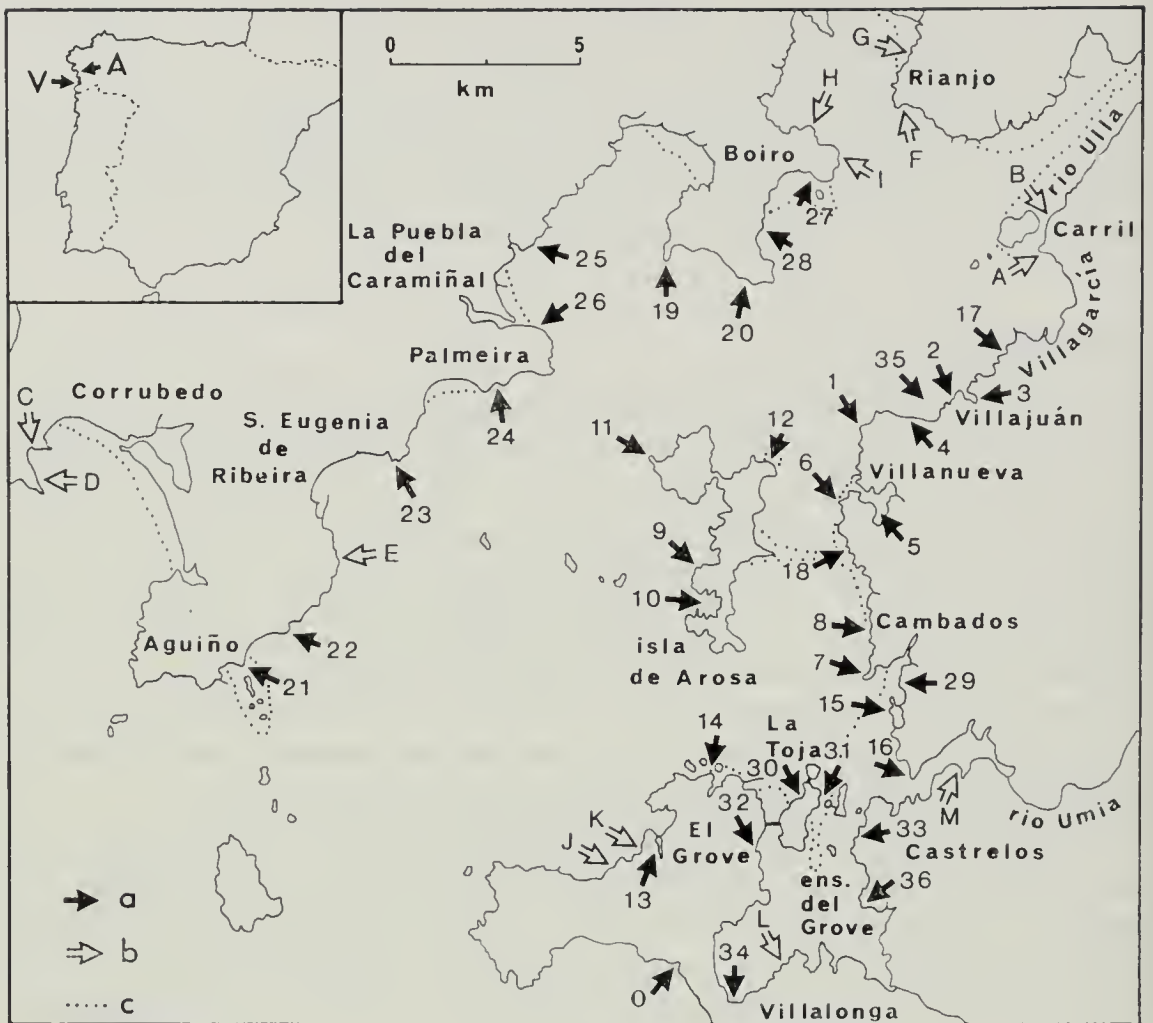


Fig. 1. — Carte schématique de la Ría de Arosa.

a = stations utilisées pour les statistiques; b = stations non utilisées; c = limites approximatives des basses-mers de vive-eau.

Dans le carton en haut à gauche, A indique la position de la ría de Arosa, V celle de la ría de Vigo.

à la côte sud de la ría, sépare de l'Ensenada del Grove, à moins de 500 mètres.

La durée de la campagne de récolte est à son tour égale à celle de Vigo en 1963; mais elle a eu lieu du 12 septembre au 23 octobre. La station 35-b a été cependant relevée le 5 novembre 1983.

Les littorines ont été recueillies eu milieu de la végétation à *Fucus vesiculosus* L., souvent associé, dans les stations plus calmes, à *Ascophyllum nodosum* (L.). Cette dernière Fucacée est nettement plus abondante, plus fréquente et mieux développée à Arosa qu'à Vigo. Une exception est constituée par la station 34, où *L. mariae* ne vit que dans la vaste prairie à *Zostera nana* Roth et *Z. marina* L. établie sur le fond de l'Ensenada

TABLEAU I. — Stations utilisées pour les statistiques.

+ = présences sporadiques.

— = absences.

Stations	Localité	Date	<i>L. obtusata</i>	<i>L. mariae</i>	Jeunes
1	Punta Sinas	14-9	492	+	306
2 (*)	Villajuàn: P.ta Borneiro	14-9	602	+	312
3 (*)	Esteiro del Real	14-9	526	+	182
4 (*)	Pedras de Coròn	15-9	366	+	338
5 (*)	Villanueva: est. rìo Curros	21-9	555	—	180
6 (*)	P.ta Redondeira Pequeña	21-9	446	+	496
7	Cambados: P.ta Tragobe	22-9	794	102	500
8 (*)	Playa (Praia) de Tragobe	22-9	820	+	844
9 (**)	Isla Arosa, Nord P.ta Quilime	23-9	76	546	158
10 (*)	Isla Arosa: cala Quilime	23-9	1.002	+	218
11 (**)	Isla Arosa: P.ta Barbafeita	24-9	242	484	214
12	Isla Arosa: P.ta Furados	24-9	552	366	276
13	El Grove: Sud Sinal Moreira	28-9	864	+	335
14	Puerto de Rons	28-9	682	82	106
15 (*)	Cambados: San Saturnino	30-9	800	—	146
16 (*)	Isla Indeira W	30-9	1.266	—	464
17	Villajuàn est	6-10	1.000	+	186
18 (*)	Islote El Castelete	14-10	1.162	+	652
19	Boiro: Cabo Cruz	7-10	620	30	78
20 (**)	Alchazo: P.ta Redonda	7-10	298	348	86
21	Aguño: P.ta Centolleira	10-10	444	88	78
22 (**)	P.ta del Castro	10-10	110	428	46
23	Ribeira: P.ta Lucias	11-10	580	52	46
24 (**)	Palmeira: P.ta Cornas	11-10	596	118	74
25	La Puebla: P.ta Ladiña	13-10	884	+	104
26	P.ta Merced	13-10	1.168	16	70
27 (*)	Playa Triñanes	17-10	730	—	58
28 (*)	P.ta Cuartel o Casilla	17-10	396	—	86
29 (*)	Cambados: Las Rodas	22-10	1.342	+	174
30 (**)	La Toja: P.ta Mourisca	24-10	510	436	78
31 (*)	La Toja: Sud P.ta S. Sebastian	24-10	436	184	174
32 (*)	El Grove: P.ta de Besada	24-10	766	—	122
33 (*)	Sud P.ta Borrelo	27-10	1.368	—	116
34 (***)	Marismas del Vado	25-10	85	1.340	64
35-a (**)	Islote Gorma	26-10	618	352	278
35-b (**)	Punta Gorma	5-11	256	738	180
36 (*)	Castrelos: P.ta Bico da Ran	27-10	1.046	+	80
0 (**)	Punta Raeiros	25-10	800	—	99
Total			25.300	5.710	8.004

(*) Stations avec *Ascophyllum nodosum*.(**) Stations avec *Fucus vesiculosus* en partie *eviculosus*.(***) Prairie à *Zostera*.

TABLEAU I (suite). — Stations non utilisables.

+ = présences sporadiques.

— = absences.

Stations	Localité	Date	<i>L. obtusata</i>	<i>L. mariae</i>	Jeunes
A (*)	Carril: Portugalete	29-9	†	—	+
B (*)	Carril: Playa Longa	29-9	†	—	+
C (**)	Corrubedo: P.ta Pedra	10-10	—	—	—
D (**)	Corrubedo: Puerto	10-10	—	—	—
E (**)	Ribeira: P.ta Fontàn	11-10	+	+	+
F (*)	Rianjo: P.ta Fincheira	17-10	—	—	—
G (*)	Rianjo: Lòngara	17-10	—	—	—
H (*)	Porto Mouro	17-10	+	—	+
I (*)	P.ta Piedra Rubia	17-10	+	—	+
J (**)	P.ta Arcos de Pipas	28-9	—	—	—
K (**)	Piedra Santo	28-9	—	—	+
L	P.ta Arenal de Salinas	25-10	+	—	+
M	Estuaire Rìo Umia	27-10	—	—	—

(*) Stations avec *Ascophyllum nodosum*.(**) Stations avec *Fucus vesiculosus* en partie *evesiculosus*.

del Grove. C'est une population particulière, qui mérite une attention plus complète. Sur les rochers les plus exposées aux vagues, il n'est pas rare de trouver les littorines, et surtout *L. mariae*, sur quelques touffes de *Chondrus crispus* (L.) remontant au niveau inférieur de *F. vesiculosus*.

Les treize stations indiquées sur la carte par des flèches blanches, et marquées par des lettres, n'ont au contraire livré aucun peuplement du groupe *obtusata*, ou hébergent un nombre d'individus insuffisant pour entrer dans les statistiques. Il s'agit là ou de stations trop battues, ou, au contraire, de stations ayant des caractères d'estuaire, trop souvent dessalées. Dans ce dernier cas, *F. vesiculosus* et *A. nodosum* peuvent être bien représentés, mais c'est *L. saxatilis* (Olivi) qui remplace *L. obtusata* au milieu de ces Phéophycées. Parfois, comme à Rianjo (Rianxo) et au Carril, *L. saxatilis* arrive jusqu'à y constituer des peuplements très denses, avec une fréquence importante des morphes brillamment colorées *lutea* et *aurantia*. Cette densité montre une fois de plus, ainsi que nous l'avons remarqué à Roscoff (SACCHI, OCCHIPINTI et VOLTOLINA, 1979) que *L. saxatilis* ne dédaigne nullement l'habitat fucicole, du moins où elle ne rencontre aucune sérieuse compétition par *L. obtusata*. Quant à *L. nigrolineata* Gray, elle manque à Arosa comme à Vigo (SACCHI, 1975).

Au Carril cependant (stations A et B) nous avons ramassé plusieurs coquilles vides de *L. obtusata*, mortes depuis assez longtemps. Ces pré-

sences peuvent documenter une crise de l'environnement qui a provoqué la disparition presque complète de cette espèce: plus de deux heures de recherches ne nous ont livré en effet que 12 jeunes et un seul adulte, un mâle de la morphe *fusca*.

Enfin, la station *L* se situe au centre d'une longue grève argileuse, où les Fucacées ne peuvent s'installer que sur quelques débris solides, rares et très clairsemés.

Les noms des localités citées sont en castillan. Les toponymes galègues, que l'autonomie régionale y substitue graduellement et officiellement, ne sont ajoutés, entre parenthèses, que s'ils diffèrent vraiment de leurs équivalents castillans. Les stations (tableau I) portent les noms qui figurent sur la carte nautique au 5000ème, conservée à la bibliothèque du Centro de Villajuàn; ils coïncident le plus souvent avec les toponymes de la carte nautique officielle au 30000ème, de l'Instituto hidrográfico de la Marina (feuille 9261, édition 1963, mise au point 17/9/1983).

A des classifications écologiques, telles que « mode battu », « abrité » etc., qui, pour des espèces de taille modeste vivant au milieu des algues macroscopiques, n'ont souvent qu'une valeur trop approximative et indirecte, j'ai préféré (tab. I) des indications sommaires sur la végétation. On sait qu'*Ascophyllum nodosum* ne peuple typiquement pas les endroits battus, alors qu'il prospère à proximité des estuaires, permettant ainsi sous ses thalles épais et lourds la formation de micromilieus sablo-vaseux parfois anaérobiques. *Fucus vesiculosus vesiculosus* caractérise au contraire des grèves rocheuses battues, tandis que les *Zostera* peuplent des fonds riches en vase, *Z. nana* caractérisant des faciès calmes, à hydrodynamisme presque lagunaire, à détritus organique abondant. L'orientation prédominante des différentes stations résulte de l'examen de la fig. 1, où le nord occupe sa position conventionnelle en haut de la feuille.

Les lettres minuscules en tête des tableaux de II à VII sont les symboles des morphes: a = albescens; au = aurantia; b = morphes à bandes; c = citrina; f = fusca; o = olivacea; r = reticulata.

Je remercie vivement, pour leur aimable hospitalité, Don Amancio Landin, Directeur du Centro de Investigaciones marinas de la Xunta de Galicia, a Villajuàn de Arosa (Vilaxoàn de Arousa), ainsi que tout son personnel. Une gratitude particulière est due de ma part à la Sr.ta Rosa Ramonell; a Don Antonio Cerviño et à Don Benedicto Bahamonde. Ma recherche n'aurait pu être réalisée sans l'intérêt constant et la collaboration patiente du Professeur D. Antonio Figueras (Instituto de Investigaciones pesqueras, Vigo) et des enthousiastes amis D. Luìs Losada, senior et junior, de Villagarcìa, auxquels j'exprime ici toute ma gratitude.

III. - L'environnement.

La rìa de Arosa (Rìa de Arousa) est la plus vaste des « rìas bajas », ou rìas méridionales, de la Galice. Elle mesure 24 km depuis l'estuaire du rìo Ulla, entre Punta Seveira (Rianjo) et Carril, jusqu'à une ligne qui relierait Punta Centolleira (Aguíño) à Pta Pedregal (El Grove) (fig. 1). Le long de cette ligne, sa largeur est de 10,5 km ; mais la largeur maximale se mesure plus à l'intérieur, plus au nord-est, entre l'ensenada de Santa Eugenia (Santa Uxia) de Ribeira et l'estuaire du rìo Umia : 18 km environ. La forme de la rìa de Arosa est donc plus fermée que celle des autres rìas de ce groupe. La rìa de Vigo, par exemple, n'est longue que de 20,7 km entre l'estuaire du rìo Verdugo et Monte Ferro (SACCHI, 1964) et cette longueur atteint 22,5 km si on y comprend le port méridional de Bayona ; elle présente toutefois sa largeur maximale à l'embouchure, entre Monte Ferro et Cabo Home (7,2 km environ) pour se rétrécir ensuite régulièrement jusqu'au détroit de Rande, sans recevoir aucun cours d'eau important à l'ouest de ce détroit.

La côte sud de la rìa de Arosa est irrégulièrement dessinée ; elle présente toute une série d'estuaires, de baies, d'îles grandes et petites, qui créent sur ses grèves une remarquable variété écologique. Le fond, sablo-vaseux sur une grande étendue de l'ensenada del Grove, est ailleurs en grande partie rocheux ou sableux, se continuant enfin dans les vases de l'estuaire de l'Ulla, qui est le fleuve le plus important de la région après le Miño. La côte nord-occidentale, au contraire, d'Aguíño jusqu'aux grèves de Boiro, est plus régulière et comprend surtout de longues plages sablonneuses tendues entre une succession de pointes rocheuses, granitiques ou schisteuses comme dans les autres rìas bajas, assez isolées entre elles. À l'est de Boiro, l'influence de l'Ulla et de nombreux ruisseaux coulant du nord donne à la rìa des caractères de pré-estuaire. La partie la plus orientale de la rìa de Arosa, jusqu'à la hauteur de Villanueva (Vilanova) est par conséquent assujettie à de remarquables dessalures pendant la saison des pluies et des crues fluviales (GONZALO, 1983 ; et comm. verb. du personnel du Centro de Villajuàn). Somme toute, un vaste secteur d'Arosa est « moins marin » que les autres rìas méridionales. Ce caractère, s'ajoutant à la forte charge en moulières flottantes (*bateas*) qui se lie à son tour au calme et à l'abri de ses eaux, peut contribuer à expliquer la productivité biologique élevée de la rìa, son dense peuplement benthique (TENORE et alii, 1983 ; ROMERO et alii, 1982) et, en même temps, les conséquences défavorables que cette densité entraîne sur le métabolisme et la faune des fonds mous. Je renvoie, pour une revue bibliographique sur Arosa, aux deux travaux cités ci-dessus et à l'ouvrage plus ancien de NIELL (1973).

IV. - Discussion des résultats.

a) *densité des peuplements* (Tab. I). L'uniformité des techniques de récolte appliquées tant à Vigo qu'à Arosa permet de confirmer, si l'on considère les deux espèces ensemble, jeunes et adultes, que la densité des peuplements est à peu près la même dans les deux rias: 39.014 individus ramassés à Arosa contre 38.857 à Vigo, sur un nombre de stations sensiblement égal.

Si, au contraire, on sépare les adultes de *L. obtusata* de ceux de *L. mariae*, les résultats sont différents. Pour Vigo, on peut considérer comme appartenant à l'espèce *mariae* les individus classés en 1964 comme « nains », à l'exception de ceux venant des stations C-1 et C-5, internes à la « lagune » des îles Cies, qui sont, effectivement, des *L. obtusata* de taille très petite (SACCHI, 1968). L'on obtient ainsi le nombre de 9.102 individus de *L. mariae* contre 12.052 de *L. obtusata*. Le rapport entre les fréquences des deux espèces est donc de 1:1,3 environ, alors qu'à Arosa il atteint 1 : 4,4. Les stations de la ria de Arosa sont plus pauvres en *L. mariae* que celles de la ria méridionale.

b) *distribution des morphes de couleur* (Tabx de II à IV). La distribution du polychromatisme diffère à son tour sensiblement entre les deux rias étudiées. Cette différence est particulièrement évidente dans les rapports entre *olivacea* et *reticulata*. La morphé *olivacea* représente plus de 59% du total à Arosa, contre un peu plus de 48% à Vigo; *reticulata* est nettement moins commune à Arosa, où elle reste au dessous de 20%, contre presque 30% à Vigo. Cette comparaison est établie sur les deux espèces ensemble; si on ne considère que les adultes, la comparaison est encore plus significative: 61% d'*olivacea* et moins de 20% de *reticulata* à Arosa; 42% d'*olivacea* et plus de 33% de *reticulata* à Vigo.

Le rapport entre *olivacea* et *reticulata* est d'ailleurs presque toujours supérieur à 1 dans les stations de la ria d'Arosa (fig. 2). Une seule station présente une valeur inférieure à 1 (la station 4). Même les colonies les plus nombreuses, où le hasard de l'échantillonnage devrait jouer un rôle réduit rentrent dans ce comportement général, atteignant parfois des valeurs très élevées de ce rapport (Tab. II) (2).

On connaît la règle écologique reliant la prédominance d'*olivacea* aux milieux calmes et abrités, alors que *reticulata* est plus abondante sur des

(2) En fig. 2, je donne également, mais entre parenthèses, la valeur du rapport *olivacea/reticulata* chez les vieilles coquilles adultes du Carril (stations A et B de la fig. 1).

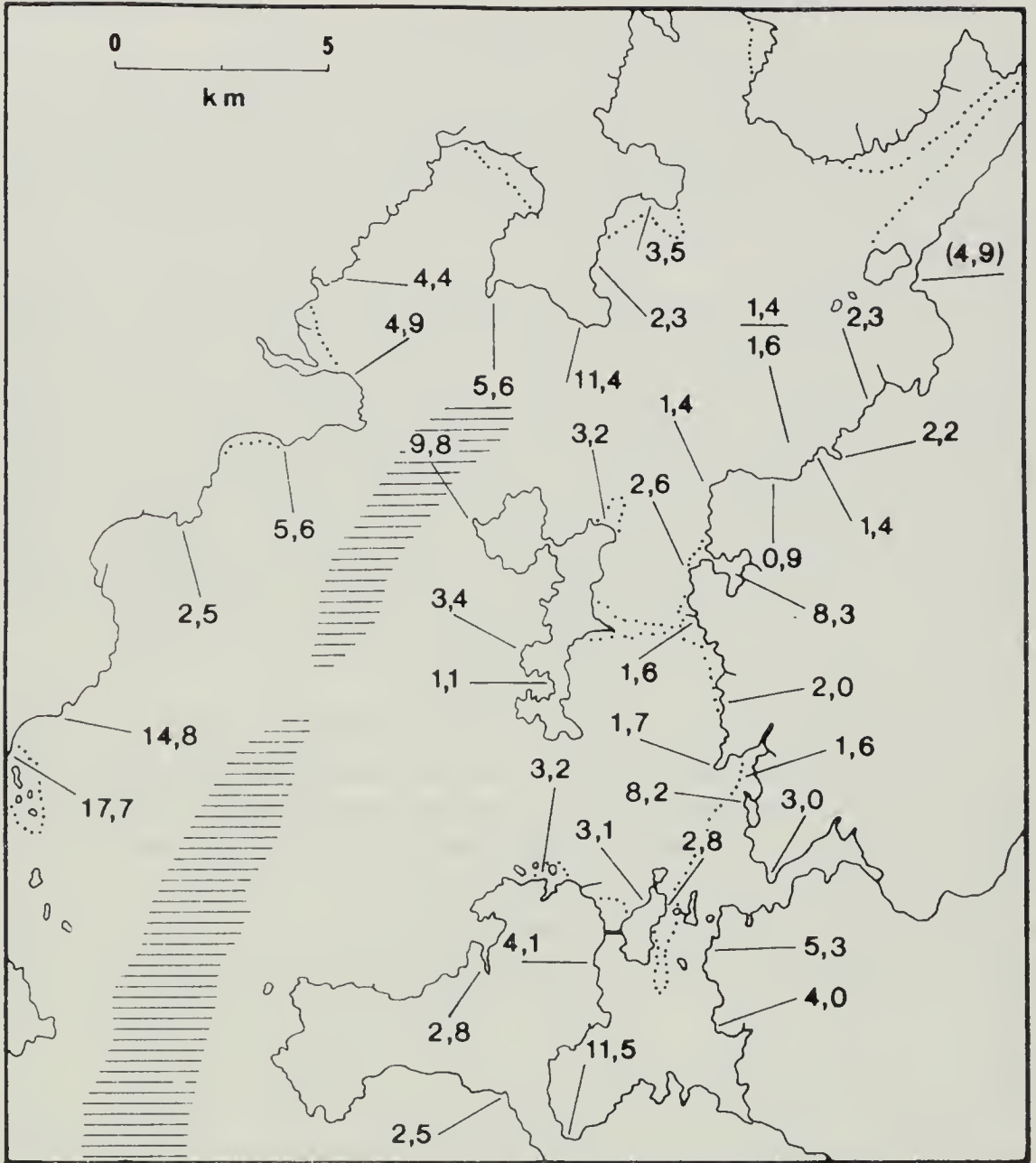


Fig. 2. — Distribution des rapports entre les fréquences des morphes *olivacea* et *reticulata* chez les adultes de *L. obtusata*.

Les hachures indiquent les profondeurs de plus de 50 mètres.

grèves battues, avant que *L. obtusata* n'y soit totalement remplacée par *L. mariae*, espèce plus rhéophile ou, du moins, plus rhéo-résistante (SACCHI, 1973). On en déduirait que, dans la rìa de Arosa, peu de stations mériteraient d'être classées parmi les (modestement) battues. Considéra-

TABLEAU II. — Fréquence % des morphes par stations: *L. obtusata*.

Stations	a	c	au	o	r	f	b
1	—	29,67	1,42	39,63	27,64	1,42	0,20
2	0,33	21,26	1,99	42,69	31,56	1,66	0,50
3	0,19	18,82	1,90	53,80	24,90	0,38	—
4	—	8,74	0,55	40,98	48,36	0,82	0,54
5	—	11,53	0,72	77,84	9,37	0,36	0,18
6	0,45	13,00	0,90	60,09	23,32	2,02	0,22
7	0,88	10,83	1,39	53,40	30,60	2,39	0,50
8	0,12	11,83	1,83	55,12	27,80	3,17	0,12
9	—	19,74	1,32	57,89	17,11	1,32	2,63
10	0,30	4,39	0,20	48,40	45,01	1,50	0,20
11	0,41	17,36	1,24	64,46	6,61	2,48	7,44
12	0,54	10,87	7,61	59,96	19,02	1,99	—
13	—	1,39	—	70,14	24,77	3,47	0,23
14	—	1,03	0,29	74,19	22,87	1,47	0,15
15	—	6,50	—	83,37	10,13	—	—
16	—	4,74	0,08	71,25	23,78	—	0,16
17	0,20	11,60	11,20	52,80	22,80	1,30	0,10
18	0,17	10,15	1,81	50,69	32,36	4,82	—
19	3,06	26,13	5,16	55,00	9,84	0,81	—
20	—	10,40	2,01	80,54	7,05	—	—
21	0,45	18,02	0,90	75,68	4,28	0,68	—
22	0,91	23,64	2,73	67,27	4,54	0,91	—
23	—	0,86	—	70,52	28,62	—	—
24	—	12,25	0,17	74,16	13,26	0,17	—
25	—	13,57	0,11	70,36	15,84	—	0,11
26	—	4,11	0,17	79,54	16,10	—	0,09
27	—	9,59	1,10	67,67	19,45	1,51	0,68
28	—	36,11	6,31	36,36	15,66	2,27	3,28
29	—	6,86	0,89	52,98	33,98	5,07	0,22
30	0,39	5,10	0,59	69,02	22,16	1,57	1,17
31	0,23	6,19	0,69	66,06	23,39	2,75	0,69
32	—	2,74	0,13	77,68	18,93	0,26	0,26
33	—	6,73	0,37	77,85	14,84	0,07	0,15
34	—	8,23	1,18	81,18	7,06	1,18	1,18
35-a	0,16	14,56	2,43	48,22	33,98	0,64	—
35-b	—	23,05	3,90	43,36	27,73	1,95	—
36	—	11,95	2,20	66,44	16,63	2,20	0,57
0	2,13	15,25	0,13	58,87	23,25	—	0,38
Total	0,26	10,49	1,60	63,09	22,73	1,47	0,35
(Carril †)	—	8,33	3,70	72,22	14,81	0,93	—

TABLEAU III. — Fréquence % des morphes par stations: *L. mariae*.

Stations	a	c	au	o	r	f	b
7	—	54,90	2,94	22,55	5,88	0,98	12,75
9	1,28	70,88	3,11	9,34	8,24	1,65	5,49
11	1,24	60,95	1,45	25,41	—	—	10,95
12	—	62,02	0,82	32,24	4,10	—	0,82
14	6,10	52,44	—	36,59	—	2,44	2,44
20	0,57	45,98	0,57	49,71	3,16	—	—
21	—	1,14	—	97,73	—	1,14	—
22	3,05	51,88	0,23	44,60	—	0,23	—
23	13,46	51,92	—	30,77	3,85	—	—
24	6,78	42,37	—	41,53	8,47	0,85	—
30	0,23	61,93	0,23	30,73	3,44	0,46	2,98
31	3,26	69,02	—	15,76	0,54	1,09	10,33
34	—	—	—	100,00	—	—	—
35-a	0,57	26,14	0,28	52,27	20,74	—	—
35-b	13,41	36,99	0,41	37,80	10,98	—	0,41
autres	8,33	47,92	—	39,58	2,08	2,08	—
Total	2,80	39,46	0,65	49,81	4,55	0,35	2,38

tion à laquelle on arrive d'autre part à travers les données examinées au point a) relatives à la pauvre présence de *L. mariae* à Arosa. La seule station où celle-ci prédomine réellement est la station 34, où les quelques *L. obtusata* présentes ne vivent pas avec elle dans la prairie à *Zostera*, mais sur un secteur de la grève plus près de la côte, avec quelques *Fucus vesiculosus* isolés sur de vieux débris de poutres. Il s'agit là, il est vrai, d'un milieu très calme, mais *L. mariae* y forme un peuplement aux caractères exceptionnels, qui sera étudié successivement, et dont les traits rappellent en quelque sorte l'énigmatique « *Littorina vadorum* » des vieux Auteurs anglais (3).

(3) Je considère par contre sans intérêt un essai récent, proposant comme synonyme de *L. mariae*, un « *Turbo fabalis* » de TURTON (1825). La description de TURTON pourrait s'appliquer à une jeune *L. obtusata*, alors que ses dessins semblent plutôt représenter une coquille incomplète de *L. obtusata* morphe *ziczac* à teinte chaude. Diagnose et illustrations sont en tout cas absolument insuffisantes pour y reconnaître une espèce variable, et difficile à déterminer sur une base uniquement conchyliologique, comme *L. mariae*, même d'après une interprétation très libérale des règles de nomenclature en vigueur. Je remercie mon éminent collègue et ami, le Dr. Ch. B. GOODHART, du Zoological Museum de l'Université de Cambridge, Angleterre, qui a bien voulu rechercher pour moi la rare publication de TURTON, m'en procurer des photocopies, et me faire part de son opinion sur la validité du « *Turbo fabalis* ».

Une prairie à *Zostera* présentant de remarquables analogies faunistiques avec la prairie de l'ensenada del Grove se trouve aux îles Cies (stations C-1 et C-5 de SACCHI, 1964). Toutefois elle est peuplée, mais seulement dans les îlots à *Fucus* qui la jonchent, par *L. obtusata*. Quant à *L. mariae*, elle manque de la « lagune » des Cies, mais se retrouve en aval du pont-digue, sur *Ascophyllum nodosum*.

Les caractères exceptionnels de la population de *L. mariae* del Vado rendaient intéressante l'étude de son spectre trophique. En effet, les Littorines du groupe *obtusata* sont surtout fucivores. Cette étude a été effectuée par le Dr. D. VOLTOLINA, des Laboratoires biologiques du Royal Collège Militaire de Victoria (Canada). Je remercie vivement le Dr. VOLTOLINA, dont la collaboration dans ce secteur s'est déjà avérée extrêmement utile (SACCHI, TESTARD et VOLTOLINA, 1977). Les indications de fréquence accompagnant les listes qui suivent sont les mêmes que dans le travail cité ci-dessus.

A part quelques Diatomées présentes uniquement avec de très rares individus isolés, le contenu du tube digestif de 20 *L. mariae* de la station 34 est constitué par les Diatomées suivantes :

<i>Cocconeis britannica</i> Naegeli	+++
<i>C. quarnerensis</i> (Grunow)	+++
<i>C. scutellum</i> Ehrenberg.	+++
<i>Synedra affinis</i> Kützing	+++
<i>Navicula pseudocomoides</i> (W. Smith) Hendey	++
<i>Achnantes parvula</i> Kützing	++

alors que sur les coquilles se trouvent :

<i>Navicula pseudocomoides</i> (W. Smith) Hendey	+++
<i>Achnantes parvula</i> Kützing	+++
<i>Achnantes longipes</i> Agardh	++
<i>Cyclophora tenuis</i> Castracane	++
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg	++
<i>Cocconeis quarnerensis</i> (Grunow)	++
<i>Cocconeis britannica</i> Naegeli	++
<i>Synedra affinis</i> Kützing	++
<i>Rhoicosphaenia curvata</i> (Kützing) Grunow	+
<i>Licmophora juergensii</i> Agardh	+
<i>Opephora</i> sp.	+

On trouve encore sur ces coquilles une *Oscillatoria* sp. (+) et de rares (*r*) plantules très jeunes d'algues macroscopiques, des Nématodes (*r*) et des Ciliés sédentaires (*rr*).

Les Diatomées les plus fréquentes dans le contenu du tube digestif sont d'assez grande taille (plus de 50 μm). Les plus fréquentes sur les coquilles sont de petite taille (15-20 μm). Les débris de *tissu végétal* sont d'autre part rares. On en déduit que *L. mariae* ne se nourrit pas ici des feuilles des Monocotylédones qui l'abritent, mais plutôt qu'elle les « lèche ». Elle serait surtout microphage, en avalant les Diatomées plus grandes, peut-être parce qu'elles échappent moins facilement à sa radula.

La comparaison entre adultes et jeunes révèle même à Arosa quelques différences dans la distribution du polychromatisme (tab. IV). La fréquence de *citrina* chez les jeunes est plus que double que chez les adultes *L. obtusata*, mais inférieure à celle des adultes *L. mariae*. Comme partout ailleurs (SACCHI, 1964) on classe comme *citrina* des jeunes destinés à se développer comme des *olivacea* à teinte pâle. Ce déficit d'*olivacea* chez les jeunes altère à son tour le rapport *olivacea/reticulata*, bien que la fréquence de cette dernière morphé reste très basse vis-à-vis d'*olivacea*. Quant aux morphes moins communes, il y a davantage d'*aurantia* à Arosa (1,3% contre 0,3 à Vigo sur le total général; 1,4% contre 0,3% encore chez l'ensemble des adultes). La fréquence d'*albescens* est sensiblement égale dans les deux rias; les morphes à bandes sont moins fréquentes à Arosa (0,7% contre 2,7 à Vigo sur le total général; 0,7 contre 2,4 pour l'ensemble des adultes). La morphé noire, *fusca*, est, au contraire, plus fréquente à Arosa, où l'on enregistre 1,4% contre 0,4% de Vigo sur le grand total, ces valeurs devenant respectivement 1,3% et 0,4% encore une fois chez les adultes des deux espèces considérés ensemble. Si l'on ajoute ces fréquences à celle de *reticulata* pour constituer, comme à Vigo, une catégorie « morphes froides » que l'on opposerait d'un côté aux « morphes chaudes » (*albescens* + *citrina* + *aurantia*) de l'autre à *olivacea*, les rapports relatifs de ces super-classes n'altèrent que très peu la prédominance si nette d'*olivacea* dans la rìa de Arosa. Cependant, la sous classe vert-foncé d'*olivacea*, rare à Vigo, est fréquente à Arosa, où elle atteint localement des fréquences parfois supérieures à 20% du total de cette morphé. D'autre part, chez *reticulata* les formes à teinte « chaude » (brun jaunâtre à orangé) sont rares dans la rìa de Arosa: 9 individus seulement (dont 5 mâles) pour *L. obtusata*; 50 (dont 29 mâles) pour *L. mariae*, où ces couleurs sont habituellement plus communes. Aucun cas chez les jeunes. Encore plus rares, et confuses, les combinaisons de type *ziczac* ou *magnei*, dérivées du dessin réticulé par suppression partielle des mailles du réticule (SACCHI, 1961), toujours limitées à Arosa aux sous classes « froides », qui, ici, comprennent un bon tiers à fond ver-

TABLEAU IV. — Fréquence % des morphes par stations: jeunes.

Stations	a	c	au	o	r	f	b
1	—	50,32	0,98	24,84	22,88	0,98	—
2	—	19,23	0,64	46,79	32,05	1,28	—
3	—	29,67	0,55	48,90	20,88	—	—
4	—	14,79	0,59	40,24	43,20	1,18	—
5	—	23,33	0,56	64,44	10,56	1,11	—
6	—	17,74	0,40	59,27	22,18	0,40	—
7	1,60	25,20	0,80	42,80	27,20	1,80	0,60
8	0,24	18,01	0,83	52,01	24,29	4,50	0,12
9	—	44,94	—	36,71	15,19	0,63	2,53
10	—	10,55	0,46	47,25	38,53	2,75	0,46
11	0,47	38,78	0,93	50,47	3,74	0,47	5,14
12	1,45	35,51	2,17	50,00	9,42	1,45	—
13	—	5,97	—	74,63	14,92	3,88	0,60
14	—	16,04	—	73,58	9,43	0,94	—
15	—	10,96	—	80,82	8,22	—	—
16	—	9,05	—	71,12	19,83	—	—
17	—	27,96	6,45	45,70	16,13	3,76	—
18	1,23	16,87	0,15	44,63	31,60	5,52	—
19	—	43,59	1,28	46,15	8,97	—	—
20	—	30,23	1,16	63,95	4,65	—	—
21	—	15,38	—	82,05	2,56	—	—
22	4,35	65,22	—	30,43	—	—	—
23	—	4,35	—	78,26	17,39	—	—
24	—	28,38	1,35	52,70	16,22	—	1,35
25	—	15,38	—	78,85	5,77	—	—
26	—	27,14	1,43	60,00	11,43	—	—
27	—	20,69	1,72	72,41	5,17	—	—
28	—	39,53	4,65	39,53	13,95	—	2,33
29	—	11,49	0,57	52,87	31,03	4,02	—
30	—	17,95	—	66,66	5,13	5,13	5,13
31	—	20,11	0,57	65,52	10,92	1,72	1,15
32	—	5,74	—	82,78	11,48	—	—
33	—	19,83	0,86	67,24	11,21	—	0,86
34	—	—	—	100,00	—	—	—
35-a	1,08	15,47	—	53,23	30,22	—	—
35-b	6,11	35,00	2,22	38,89	17,78	—	—
36	—	22,50	—	63,75	11,25	1,25	1,25
0	3,03	24,24	2,02	66,66	4,04	—	—
Total	0,52	21,38	0,77	54,34	20,75	1,80	0,44

dâtre, le reste présentant les nuances brun-violacé si typiques sur la Manche. Dans les populations d'Arosa, d'ailleurs, chez les deux espèces étudiées le réticule montre bien souvent la tendance à s'estomper et à se confondre avec la teinte du fond.

Les combinaisons « chaudes » sont également rares chez les morphes à bandes: 11 cas seulement (dont 7 mâles) pour *L. obtusata*; aucun ni chez les adultes de *L. mariae*, ni parmi les jeunes. Chez *L. mariae* l'on trouve au contraire de très belles morphes *zonata*, à bandes alternes blanches et noires.

Les rares morphes rouges (*rubens*) classées, comme d'habitude, avec *aurantia*, n'ont donné à Arosa que 9 individus (dont 7 mâles) pour *L. obtusata*; un seul individu, mâle, pour *L. mariae*, et 5 cas chez les jeunes.

On peut appliquer à la structure par classes de morphes des deux rias l'index de similarité pour cent proposé par SOUTHWOOD (1978):

$$\% S = \Sigma \min (a, v)$$

où *a* et *v* correspondent aux valeurs minimales respectivement trouvées à Arosa et à Vigo pour chaque classe. Pour l'ensemble des deux espèces, jeunes et adultes, on obtient ainsi la valeur de 86,9, qui remonte à 92,4 chez les jeunes seuls, pour descendre à 83,6 chez les adultes. La structure du polychromatisme est donc assez semblable dans ces rias, qui appartiennent au même district zoogéographique; chez les adultes, cependant, la différenciation locale trouve une expression plus nette, avec la possibilité, atteinte à l'âge de la maturité, d'une classification plus précise des morphes. Plusieurs traits du polychromatisme sont en effet communs aux deux rias, vis-à-vis des grèves bretonnes: telle la haute fréquence d'*olivacea* chez *L. mariae* et la haute fréquence des morphes à bandes chez la même espèce.

Si l'index de SOUTHWOOD est appliqué dans la ria de Arosa à la comparaison entre les jeunes d'un côté, et la somme des adultes des deux Littorines de l'autre, l'on arrive à la valeur de 92,6 qui est presque égale à celle de Vigo (92,3) malgré les difficultés de classement des morphes juvéniles que nous venons de souligner.

La valeur de l'index tombe à 66,5 si l'on compare au contraire le polychromatisme des seuls adultes, car les morphes sont toujours inégalement distribués en *L. obtusata* et en *L. mariae*: en analysant par le χ^2 les différences interspécifiques trouvées dans les fréquences des trois morphes principales, on obtient toujours une $P < 0,001$.

Une position particulière occupe, encore une fois, le peuplement à *L. mariae* de la station 34, qui présente un monochromatisme pour *olivacea* non entamé, d'après les conventions adoptées, par de faibles traces de réticule rencontrées chez 160 adultes (dont 72 mâles) ou des bandes affaiblies (chez 64 adultes, dont 34 mâles).

c) *rapport des sexes* (Tableaux de V à VII).

1) *comparaison entre les peuplements de Vigo et d'Arosa*. Pour réaliser cette comparaison il faut (voir point IV-a) soustraire du total des « nains » de Vigo (SACCHI, 1964) les valeurs de la station C-5 qui, se rapportant à des *L. obtusata* de petite taille, et non à des *L. mariae*, doivent compter dans le total de la première espèce et non de la seconde. Les chiffres ainsi obtenus sont les suivantes :

L. obtusata: à Vigo: 2860 mâles sur un total de 5934 individus, soit 48,20% ; à Arosa: 11441 mâles sur un total de 25300, soit 45,22%.

L. mariae: à Vigo, 2061 mâles sur un total de 4066 individus, soit 50,69% ; à Arosa: 2852 mâles sur un total de 5710, soit 49,95%.

La comparaison entre les deux peuplements de *L. obtusata*, éprouvée par le χ^2 , donne une *P* inférieure à 0,001 ; celle de *L. mariae* une *P* voisine de 0,50. La différence entre les deux rias est donc significative pour *L. obtusata*, non significative pour *L. mariae*. Malgré la disproportion quantitative des échantillons de *L. obtusata* analysés, on ne peut que souligner que le déficit de mâles à Arosa atteint un niveau particulièrement important.

2) *différences entre L. obtusata et L. mariae*. La différence entre les deux espèces est très significative (*P* inférieure à 0,001). La plus haute fréquence de mâles chez *L. mariae* est d'ailleurs générale, et constitue un caractère microsystematique assez important pour cette espèce (SACCHI, 1968 et 1969-b).

Comparée par le χ^2 à la valeur attendue de 50% de mâles, la fréquence trouvée chez *L. obtusata* conduit à une *P* inférieure encore une fois à 0,001 ; chez *L. mariae*, au contraire, on ne trouve pas de différence significative (*P* comprise entre 0,30 et 0,20).

3) *rapport des sexes et écologie*. Le rapport des sexes, exprimé comme pourcentage de mâles sur le total des adultes, varie considérablement d'une station à l'autre de la rìa de Arosa, comme de celle de Vigo. Les différences notées ne semblent reliées à aucun gradient écologique évident, ni le long de la rìa dans son ensemble, ni localement. Elles confirmeraient plutôt le caractère apparemment fortuite de cette distribu-

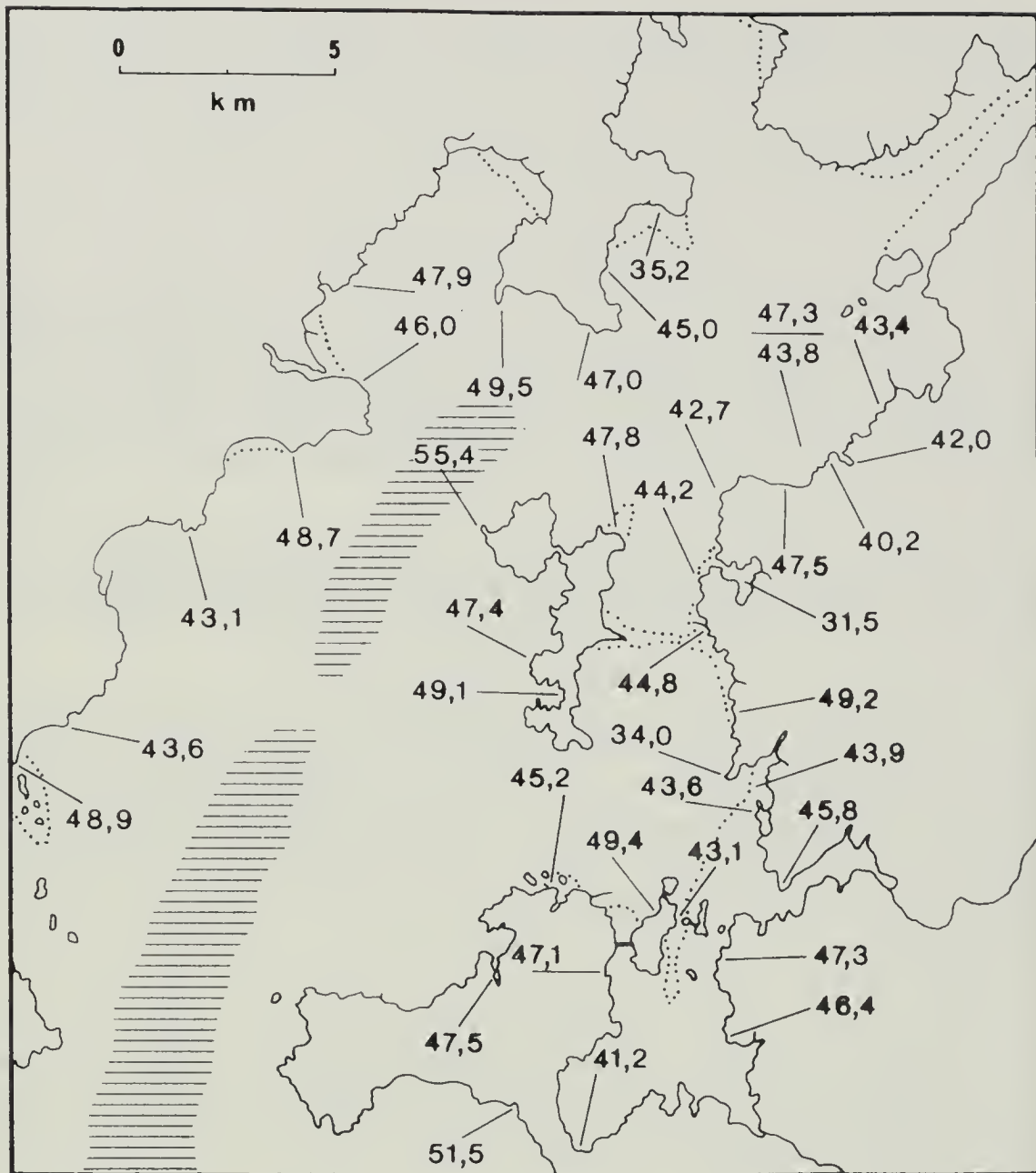


Fig. 3. — Distribution des rapports des sexes chez *L. obtusata*, exprimés comme fréquence pour cent des mâles sur le total des adultes examinés.

tion déjà relevé ailleurs (SACCHI, 1969-a et -b). L'examen de la fig. 3, décrivant les variations du rapport des sexes chez *L. obtusata*, indique cependant que les valeurs les plus basses, inférieures ou à peine supérieures à 40% s'enregistrent surtout dans les stations les plus abritées, voisines à des conditions d'estuaire, presque aux limites physiologiques compatibles avec la présence d'une espèce à euryhalinité assez limitée (stations 2, 5, 7, 27). Les seules fréquences de mâles supérieures à 50%

TABLEAU V. — Rapport % des sexes par stations: *L. obtusata*.

Stations	MM	FF	Total	% MM
1	210	282	492	42,68
2	242	360	602	40,20
3	221	305	526	42,02
4	174	192	366	47,54
5	175	380	555	31,53
6	197	249	446	44,17
7	270	524	794	34,01
8	403	417	820	49,15
9	36	40	76	47,37
10	492	510	1.002	49,10
11	134	108	242	55,37
12	264	288	552	47,83
13	410	454	864	47,45
14	308	374	682	45,16
15	349	451	800	43,63
16	580	686	1.266	45,81
17	434	566	1.000	43,40
18	521	641	1.162	44,84
19	307	313	620	49,52
20	140	158	298	46,98
21	217	227	444	48,87
22	48	62	110	43,64
23	250	330	580	43,10
24	290	306	596	48,66
25	423	461	884	47,85
26	538	630	1.168	46,06
27	257	473	730	35,21
28	178	218	396	44,95
29	589	753	1.342	43,89
30	252	258	510	49,41
31	188	248	436	43,12
32	361	405	766	47,13
33	647	721	1.368	47,30
34	35	50	85	41,18
35-a	292	326	618	47,25
35-b	112	144	256	43,75
36	485	561	1.046	46,37
0	412	388	800	51,50
Total	11.441	13.859	25.300	45,22

TABLEAU VI. — Rapport % des sexes par stations: *L. mariae*.

Stations	MM	FF	Total	% MM
7	46	56	102	45,10
9	309	237	546	56,59
11	248	236	484	51,24
12	181	185	366	49,45
14	36	46	82	43,90
20	163	185	348	46,84
21	37	51	88	42,05
22	218	210	428	50,93
23	26	26	52	50,00
24	61	57	118	51,69
30	206	230	436	47,25
31	89	95	184	48,37
34	697	643	1.340	52,01
35-a	158	194	352	44,89
35-b	358	380	738	48,51
autres	19	27	46	(41,30)
Total	2.852	2.858	5.710	49,95

s'enregistrent au contraire dans deux stations battues (11 et 0). Ce n'est que la constatation d'une tendance, d'ailleurs faible, qui ne se confirme pas pour *L. mariae*. Chez cette espèce, des fréquences élevées se rencontrent, il est vrai, dans quelques stations battues (telles les stations 9 et 11) mais la valeur de 52% est également dépassée dans la station 34, où l'espèce atteint sa fréquence maximale pour la rìa de Arosa, et qui est la plus calme et abritée parmi toutes les stations à *L. mariae* que j'ai pu examiner, en Galice ou ailleurs.

4) *rapport des sexes et polychromatisme*. Pour *L. obtusata*, si l'on compare les fréquences des mâles chez les trois classes de morphes les plus nombreuses, on obtient par le χ^2 une différence significative (P comprise entre 0,01 et 0,001). C'est la fréquence plus élevée des mâles *reticulata* qui conduit à ce résultat, car la comparaison entre *olivacea* et *citrina* seulement donne une différence non significative ($P \sim 0,50$). Chez *reticulata* l'on obtient également une différence significative sur la fré-

quence de 45,22% attendue d'après le pourcentage général des mâles (P comprise entre 0,05 et 0,02). Le même calcul, appliqué à *citrina* et à *olivacea* donne au contraire une P voisine de 0,30. Il y a donc un faible excès relatif de mâles chez *reticulata*, qui ne trouve d'ailleurs une confirmation ni à Vigo, ni en d'autres régions (SACCHI, 1969-a et -b).

Quant à *L. mariaae*, la comparaison entre les morphes *reticulata*, *citrina* et *olivacea* ne révèle aucune différence significative (P voisine de

TABLEAU VII. — Rapport % des sexes par morphes.

<i>Littorina obtusata</i>							
Morphe	MM	% Tot. A	% Tot. B	FF	% Tot. A	% Tot. B	Tot. A
albescens	28	41,79	0,24	39	58,21	0,28	67
citrina	1.164	43,84	10,17	1.491	56,16	10,76	2.655
aurantia	183	45,19	1,60	222	54,81	1,60	405
olivacea	7.127	44,65	62,29	8.834	55,35	63,74	15.961
reticulata	2.710	47,12	23,69	3.041	52,88	21,94	5.751
fusca	184	49,33	1,61	189	50,67	1,36	373
à bandes	45	51,14	0,39	43	48,86	0,31	88
Total B	11.441	45,22	(99,99)	13.859	54,78	(99,99)	25.300
<i>Littorina mariaae</i>							
Morphe	MM	% Tot. A	% Tot. B	FF	% Tot. A	% Tot. B	Tot. A
albescens	88	55,00	3,09	72	45,00	2,52	160
citrina	1.109	49,22	38,88	1.144	50,78	40,03	2.253
aurantia	18	48,65	0,63	19	51,35	0,66	37
olivacea	1.419	49,89	49,75	1.425	50,11	49,86	2.844
reticulata	135	51,92	4,73	125	48,08	4,37	260
fusca	15	75,00	0,53	5	25,00	0,18	20
à bandes	68	50,00	2,38	68	50,00	2,38	136
Total B	2.852	49,95	(99,99)	2.858	50,05	(100,00)	5.710

0,70). Aucune différence significative non plus quant aux comparaisons des fréquences trouvées avec les fréquences attendues d'après le total (49,95% de mâles). On obtient en effet pour *citrina* une P voisine de 0,70; pour *olivacea* et pour *reticulata* une P comprise entre 0,50 et 0,70. La fréquence des mâles chez *olivacea* est la moins éloignée de la fréquence théorique de 50% ($P \sim 0,90$). Chez *L. mariae*, d'ailleurs, les fréquences des mâles dans les différentes morphes ne diffèrent que peu de celles que l'on a trouvées dans la ria de Vigo.

5) *remarques éthologiques*. Dans la ria de Arosa, bien plus souvent qu'ailleurs, j'ai observé un comportement sexuel particulier de *L. mariae*. Il se forme fréquemment des groupes de trois individus, deux mâles et une femelle, dont un mâle seulement parvient à l'accouplement tenace qui caractérise cette espèce vis-à-vis de *L. obtusata*. Lorsque, en effet, on recueille un couple de *L. mariae*, les deux partenaires ne se détachent qu'après plusieurs minutes et des secousses assez fortes, alors que chez *L. obtusata* la moindre sollicitation conduit le mâle à retirer promptement son organe copulateur. La plus forte ténacité de l'accouplement chez *L. mariae* peut être mise en rapport avec la longueur et la souplesse de la bonde terminale du pénis qui caractérisent cette espèce vis-à-vis d'autres Littorines atlantiques (SACCHI, 1969-b).

Dans les trios, le mâle exclu de l'acte sexuel, qui semble attendre son tour, se détache immédiatement du couple, qui demeure uni au moment de la récolte. Ce comportement par groupe de trois est si commun, même dans la population exceptionnelle de la station 34, qu'il postulerait une fréquence des mâles bien supérieure à celle que l'on enregistre effectivement chez *L. mariae*. On recueille toutefois en même temps bon nombre de femelles solitaires, peut-être à leur tour en attente, ou déjà satisfaites.

Cependant, si d'ordinaire deux mâles et une femelle constituent le trio, d'autres combinaisons peuvent parfois se présenter. Dans la station 35-b, par exemple, l'examen de dix trios a montré pour neuf d'entre eux cette structure, alors que le dixième était au contraire formé par deux femelles adultes de *L. mariae* adhérant à la coquille d'un jeune mâle immature de *L. obtusata*, de taille comparable aux deux *L. mariae*, qui ne prenait aucune partie à l'acte sexuel. C'est apparemment un essai d'accouplement interspécifique qui a d'autres exemples chez les Littorines. Dans la station 0, par exemple, nous avons observé un mâle, de petite taille, mais parfaitement adulte par sa coquille et par son appareil génital, de *L. saxatilis* (Olivi) (morphé *albida*) qui s'attachait à une grosse femelle *olivacea* de *L. obtusata*.

V. - Considérations générales.

Les données étudiées jusqu'ici, concernant la fréquence relative de *L. obtusata* et de *L. mariae* sur les grèves d'Arosa, la distribution de leur polychromatisme et des rapports des sexes, permettent de souligner une différence remarquable entre la rìa d'Arosa et la rìa de Vigo. Arosa ne présente pas la distribution graduelle, relativement régulière, des caractéristiques écologiques et démographiques que l'on observe à Vigo, en allant de l'embouchure de la rìa vers l'estuaire du fleuve principal qui parcourt la vallée. Il manque notamment à Arosa, quant à l'écologie de ces deux littorines au moins, le faciès relativement battu qui, à Vigo, voit d'abord la prédominance de *L. mariae* sur *L. obtusata*, et ensuite, dans l'espèce *L. obtusata*, la prévalence de la morphe *reticulata* sur *olivacea*.

A Arosa, en somme, ou bien le milieu est trop battu par les vagues pour héberger un peuplement consistant de ces Littorines, ou bien il présente les traits relativement uniformes d'un environnement calme et abrité, passant peu à peu à des caractères à nouveau excessifs, mais dans le sens opposé, de vrai estuaire ou de fond vaseux, incompatibles avec la présence de ce couple d'espèces jumelles. L'absence d'un gradient principal entraîne ainsi, en conséquence de la sinuosité et de la complexité hydrographique locale de ces grèves, de petits gradients secondaires, que soulignent à leur tour les variations de taille apparemment irrégulières et la surcharge en épibiontes (données en préparation).

On ne saurait ignorer la correspondance de ces faits avec les perspectives synécologiques que présente la recherche de TENORE et alii (1983). Ces Auteurs signalent en effet que la rìa de Arosa, comparée avec celle de Noya y Muros, qui est la plus septentrionale des rìas bajas, mais par sa forme et son hydrographie présente de remarquables analogies avec celle de Vigo, montre deux faciès fondamentaux, l'un plus abrité, l'autre médiocrement remué par les vagues et les courants. Arosa, dont les profondeurs maximales se situent le long d'un canal étroit, discontinu et excentrique (autre trait plutôt « lagunaire »...) manque du troisième faciès, qui se situe à Noya y Muros dans le secteur occidental, atlantique, de cette rìa, et qui correspond à un mode hydrographiquement plus dynamique et mieux vivifié.

Ce parallélisme critique nous conduit à revendiquer pour l'analyse autoécologique d'espèces qui soient à la fois assez fréquentes, écologiquement sensibles et polymorphes, une valeur indicatrice de l'environnement qui accompagne et souligne méthodes et résultats des synthèses synécologiques.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- GONZALO J. L., 1983 - Registro anual de la temperatura, salinidad y parámetros meteorológicos en la Ría de Arosa - *Inf. tecn. Inst. esp. Ocean.*, 9: 1-32.
- NIELL F. X., 1978 - Selección bibliográfica de las publicaciones sobre la historia natural de las rías bajas de Galicia - *Trab. Compostel. Biol.*, 7: 221-248.
- ROMERO P., GONZALEZ GURRIARAN E. et PENAS E., 1982 - Influence of Mussel rafts on spatial and seasonal abundance of crabs in the Ría de Arousa - *Mar. Biol.*, 72: 201-210.
- SACCHI C. F., 1961 - Contribution à l'étude des rapports écologie/polychromatisme chez un Prosobranche intercotidal, *Littorina obtusata* (L.) à Roscoff - *Cahiers Biol. mar.*, 2: 271-290.
- SACCHI C. F., 1964 - Rapporti tra ecologia e policromatismo nel Prosobranco intertidale *Littorina obtusata* (L.) IV - Studio sulla Rìa di Vigo - *Arch. zool. it.*, 49: 93-127.
- SACCHI C. F., 1968 - Sur le dimorphisme sexuel de *Littorina mariaae* Sacchi et Rast. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 266: 2843-2845.
- SACCHI C. F., 1969-a - Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* et de *L. mariaae* en Bretagne et en Galice - *Invest. pesq.*, 33: 301-414.
- SACCHI C. F., 1969-b - Ricerche biometriche sul dimorfismo sessuale della coppia di specie intertidali *Littorina obtusata* e *L. mariaae*, in Bretagne ed in Galizia - *Boll. Pesca, Piscic., Idrobiol.* 21: 34-47.
- SACCHI C. F., 1973 - Le polychromatisme des Littorines d'Europe: points de vue d'un écologiste - In « Le polymorphisme dans le règne animal », *Mém. Soc. zool. France*, 37: 61-101.
- SACCHI C. F., 1975 - *Littorina nigrolineata* (Gray) - *Cah. Biol. mar.*, 16: 111-120.
- SACCHI C. F., OCCHIPINTI AMBROGI A. et VOLTOLINA D., 1981 - Recherches sur le spectre trophique comparé de *Littorina saxatilis* (Olivi) et de *L. nigrolineata* (Gray). II - Cas de populations vivant au milieu d'algues macroscopiques - *Cah. Biol. mar.*, 22: 83-88.
- SACCHI C. F., TESTARD P. et VOLTOLINA D., 1977 - Recherches sur le spectre trophique comparé de *Littorina saxatilis* et de *L. nigrolineata* sur la grève de Roscoff - *Cah. Biol. mar.*, 18: 499-505.
- SOUTHWOOD T. R. E., 1978 - Ecological methods - II Edition. *Methuen*, London.
- TENORE K. R. et alii, 1982 - Coastal upwelling in the Rias Bajas: contrasting the benthic regimes of the Rias de Arosa and de Muros - *J. mar. Res.*, 40: 701-772.
- TURTON J., 1825 - Some new British shells - *Zool. Journal*, 2: 266, pl. XIII.